

Le pronotum des Membracides : camouflage sélectionné ou orthogenèse hypertélique ?

par Michel BOULARD *

Résumé. — Dans la recherche d'une explication à l'étrange développement du pronotum des Membracides, Insectes Homoptères surtout tropicaux, deux hypothèses principales sont en présence : camouflage sélectionné ou orthogenèse hypertélique. Bien que relativement anciennes, ni l'une ni l'autre ne reposent sur des bases scientifiquement établies. Il en est de même pour un troisième essai d'interprétation, plus récent, assimilant les expansions pronotales des Membracides à des ailes transformées.

L'auteur, se référant principalement aux espèces africaines qu'il a pu observer dans la nature, discute et met à l'épreuve les trois hypothèses.

Il ressort que l'idée des ailes prothoraciques n'est guère soutenable, que les Membracides fournissent plutôt un mauvais argument pour la théorie des ressemblances protectrices, mais que ces Homoptères composent une famille d'Insectes doués d'un potentiel d'hypertélie orientée. L'apophysectomie, qui montre l'inutilité des cornes pronotales et les fait entrer dans la catégorie des attributs atéliques sous pléiotropie positive, tout comme la mise en évidence, à l'intérieur de certains genres (*Hamma* Dist., *Monocentrus* Meli., notamment), de séries quasi linéaires d'espèces, où l'importance et la complexité du pronotum vont croissant avec l'augmentation générale de la taille, confirment en effet que les Membracides représentent, avant tout, un exemple actuel d'orthogenèse hypertélique.

Abstract. — In the search for an explanation of the very strange development of the pronotum of the Membracidae, two principal hypotheses are proposed long ago : selected concealment or hypertelic orthogenesis ; but neither is on a scientifically satisfying basis, so as a third and recent interpretation which regards the pronotal horns as the first transformed wings.

The Author, chiefly referring to the observation *in natura* of African species, discusses and tests these three hypotheses.

He then shows that the idea for the prothoracic wings is not tenable, that the Membracidae give rather a bad argument in favor of the theory of protective resemblance but that, to a much greater extent, they form a family of Insects endowed with a potential of directional hypertely. The apophysectomy, which shows the uselessness of the pronotal horns and classes them in the category of the atelic organs under the influence of positive pleiotropy, as well as the display, inside of some genera (e.g. *Hamma* Dist., *Monocentrus* Meli.), of almost linear series of species the pronotal complexity of which grows with the general growth of size, give a serious evidence that the Membracidae represent, first of all, an example of hypertelic orthogenesis.

En raison de leur étrange conformation, les Membracides comptent parmi les Insectes qui ont particulièrement attiré l'attention des naturalistes et quelque peu mis à l'épreuve leur perspicacité.

* École pratique des hautes Études, laboratoire d'Entomologie, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Ils composent une famille d'Homoptères Auchénorhynches qui tient sa caractéristique essentielle du prothorax, dont le notum, toujours très important par rapport au reste du corps, présente des expansions bizarres, spécifiques en général, individuelles parfois. Réparties en crêtes, lames, palettes, épines, boules, filaments, etc., ces expansions s'agencent pourtant selon un plan d'organisation fixe : le pronotum s'élève au-dessus de la tête en formant une plage frontale presque verticale ou métopidium ; il porte deux apophyses latérales ou cornes suprahumérales, un prolongement arrière et médian ou processus postérieur et deux protubérances anguleuses, situées au niveau de l'insertion des ailes, qu'on appelle angles huméraux. A partir de ce schéma, nombreuses sont les combinaisons mises en jeu, depuis l'absence de l'une ou de deux des parties jusqu'à l'épanouissement de toutes.

La question s'est posée, et se pose encore, de comprendre les pourquoi et comment de l'existence d'une telle profusion de formes, de connaître leur fonction, leur utilité pour les Membracides.

Au XVIII^e siècle, on soupçonnait là quelque manifestation de l'esprit malin et E. L. GEOFROY appelait « petit-Diable » et « demi-Diable » nos deux espèces indigènes les plus communes (1762 : 43). Ce n'est que bien plus tard, en 1829, que fut proposée une première explication naturelle par W. KIRBY (p. 20), ainsi énoncée sous la plume de FAIRMAIRE : « les formes extraordinaires de ces animaux sont destinées à tromper les oiseaux qui les prennent pour des morceaux de bois, des clavaires ou autres fungi sortant d'Insectes morts et auxquels ils ressemblent beaucoup » (1846 : 238).

Cette explication, procryptique avant la lettre, fut reprise et généralisée avec vigueur par POULTON pour qui les multiples formes du pronotum constituent un camouflage par « protective resemblance » dont seule la sélection naturelle peut rendre compte (1891 : 593, 595) ; et les Membracides apportent, selon cet auteur, « one of the most convincing of all arguments which have been adduced in support of an interpretation based upon the theory of natural selection » (1903 : 274).

Dix ans ne se sont pas écoulés, que JACOBI rejette en bloc l'affirmation précédente en y opposant le manque de preuves réelles et le mode de vie des Membracides, notamment leur prompt réflexe de fuite à l'approche du danger, réflexe dans lequel il voit leur principale sauvegarde (1913 : 15). FUNKHOUSER, qui a longuement étudié les représentants nord-américains de ces Homoptères, partage les vues de JACOBI et, le premier, écrit : « it seems more reasonable to regard the Membracidae as an extrem example of Orthogenesis » (1917 : 312), orthogénèse que CUÉNOT qualifia d'hypertélique dans son livre « la genèse des espèces animales » (éd. 1932 : 439).

La plupart des auteurs ayant traité des Membracides en considérant le problème posé par leur pronotum se rallient à l'une ou l'autre des deux interprétations :

— camouflage sélectionné, suivant KIRBY et POULTON ; on tire alors arguments d'exemples nombreux de ressemblances jugées protectrices ;

— orthogénèse hypertélique, suivant FUNKHOUSER et CUÉNOT ; on nie dans ce cas un quelconque avantage sélectif au pronotum considéré comme un « caprice de la nature ».

Une troisième explication existerait encore si l'on en croit RICHTER qui prétend avoir

trouvé la clef de « todos los problemas que se relacionan con la forma y la función... del apéndice pronotal » (1953 : 1) en émettant l'hypothèse selon laquelle cet organe résulterait de la transformation d'ailes prothoraciques.

Un imbroglio persiste donc sur ce sujet, d'un abord difficile il faut le reconnaître. Ayant eu l'occasion d'observer les Membracides de la faune éthiopienne au cours d'un assez long séjour en Afrique noire, je crois disposer de données suffisantes pour une analyse critique des opinions précédentes. C'est ce que je me propose de faire ici, dans un essai d'interprétation aussi objectif que possible, m'efforçant de ne pas m'écarter des faits tout en apportant des éléments nouveaux.

I. Le pronotum associé à des ailes prothoraciques

RICHTER appuie son hypothèse sur le pronotum réticulé des *Oeda* : la carène médiane qu'il regarde comme la trace de soudure de « el primer par de alas fusionadas por la región costal » (*op. cit.* : 1) et l'existence de muscles « de unión entre el apéndice pronotal y el pronoto » (*loc. cit.*).

Cette dernière phrase, particulièrement ambiguë, RICHTER la reprend intégralement deux ans plus tard mais l'accompagne d'un dessin (1955 : 283, fig. 7) où l'on comprend, alors, que l'auteur désigne par « pronoto » le scutum du mésotum et que ce qu'il appelle « apéndice pronotal » correspond, en fait, au pronotum réel. Dans la page explicative qui précède la figure, on lit avec surprise que le terme « pronotum » n'est rien de moins que le premier segment thoracique !

Même en ne tenant pas compte de ces graves erreurs, l'idée des ailes prothoraciques paraît difficilement soutenable pour les raisons suivantes :

— La formation considérée chez les Membracides résulte d'une enflure globale du notum du prothorax, poussée à l'extrême précisément chez les *Oeda* où les cornes supra-humérales sont déjetées vers le sommet. La carène prétendue être la suture des premières ailes ne tient qu'à une accentuation particulière de la ligne notale, caractéristique générale du corps des Arthropodes liés, on le sait, à leur mode de croissance et qui persiste chez beaucoup d'adultes, d'Homoptères entre autres.

— Les seuls muscles trouvés en relation avec le pronotum sont ceux le reliant aux condyles occipitaux et ceux propres aux pattes antérieures. Il semble que les fibres musculaires, qui sont à l'origine de la conviction de RICHTER, soient celles de l'ensemble cervico-latéral reliant le bord occipital de la tête à l'aerotergite du mésonotum.

— Le prothorax des larves ne présente aucun signe pouvant évoquer des fourreaux alaires. Au dernier stade, le notum, déjà fortement enflé, forme un cône plus ou moins pointu, plus ou moins comprimé latéralement et, par exemple chez les Oxyrhachinae et les Centrotinae, il porte une ou trois toutes petites bosses préfigurant les principales expansions pronotales : les apophyses. L'une, impaire et constante, est dorsale ; émanant du bord arrière du notum, elle renferme l'ébauche du processus postérieur. Les deux autres, paires, pouvant manquer, sont latérales ; situées aux trois quarts de la hauteur du cône, elles marquent

la place des futures cornes suprahumérales. Ces protubérances ne sont pas comparables aux ptérothèques méso- et métanotales. Par contre, le prothorax larvaire produit deux courtes expansions latéro-tergales qui peuvent se concevoir comme homologues de ces dernières ou d'une partie de leur base tout au moins ; elles donnent, chez l'imago, ces lobes qui recouvrent en partie les pleures et qui sont équivalents aux paranota des Cigales.

En définitive, bien qu'elle soit « completa y muy satisfactoria » (*loc. cit.*) pour son auteur, force est de réfuter la thèse de RICHTER qui repose sur des données anatomiques fausses ; je n'y reviendrai pas lors de la conclusion.

II. Le pronotum comme camouflage sélectionné

1. ARGUMENTS POSITIFS : LES RESEMBLANCES

Autrement sérieuse, la proposition sélectionniste se base sur les manières d'être fort troublantes que montrent certains Membracides et notamment l'*Umbonia crassicornis* Amyot et Serville. Cet Homoptère néotropical est surnommé « Insecte-épine de rose » car son pronotum reproduit une grosse épine de *Rosa indica*, l'unique rosier sauvage à grands piquants qui croît en Amérique centrale : même forme générale, même couleur foncière verte, ombrée de raies ou de taches rouges... l'homotypic¹ est saisissante.

Quelques autres Membracides n'étonnent guère moins : *Campylenchia curvata* Fabricius possède une conformation étrangement voisine de celle du fruit de l'*Astragalus gracilis*... des *Polyglypta* sont autant de graines des Graminées sur lesquelles ils se nourrissent... les pronotum des *Stegaspis* et des *Amastris* ressemblent étroitement à des stipules ou à de quelconques petits fragments de feuilles, surtout celui de l'espèce solitaire, *S. laevipennis* Fairmaire, dont HAVILAND-BRINDLEY écrivit qu'elle lui apparut « almost indistinguishable from a leaf stipule » (1925 : 276)... *Tropidocyta neglecta* Havil., *Campylenchia nutans* Germar se tiennent souvent à l'aisselle des feuilles et y simulent des bourgeons... D'autres Membracides sont dotés de formes et de couleurs procryptiques : l'allure des apophyses suprahumérales de *Sphongophorus claviger* Stål, longues, juxtaposées en un seul processus légèrement et irrégulièrement arqué vers l'arrière, enflé plus ou moins à l'apex, leur teinte fondamentale sombre, saupoudrée de pruinosité grisâtre, en font une fructification d'un champignon entomophytore. Certaines espèces du même genre imitent de petits bouts de bois, ou se dissimulent sous un pronotum en forme de minuscule ramille abortive à l'angle de

1. Ne pourrait-on mieux dire « analoschémie » (de $\delta\chi\tilde{\iota}\mu\alpha$ = manière d'être, forme extérieure, habillement, etc.) à la place du terme d'homotypie tout à fait impropre ?

PLANCHE I

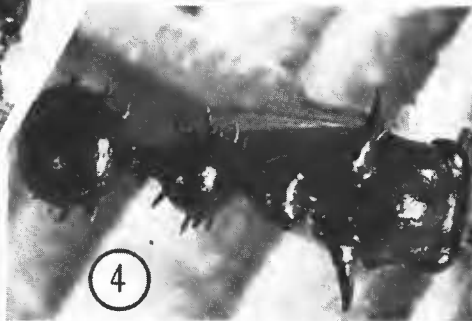
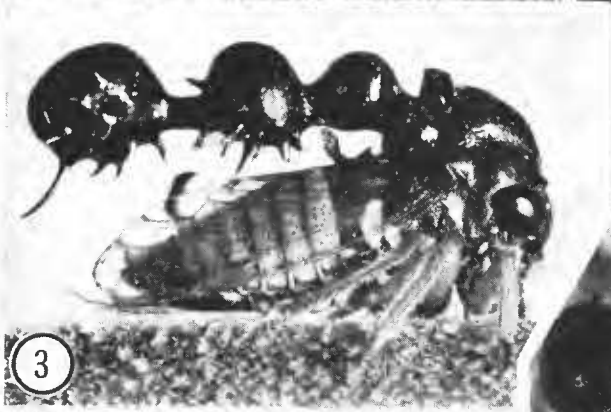
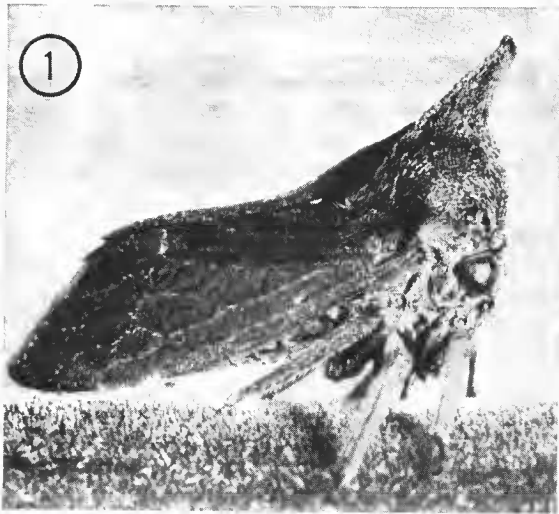
FIG. 1. — *Eumonocentrus* sp. nov.

FIG. 2. — *Oxyrhachis lamborni* Distant sur *Albizia sassa* (Mimosées) avec leurs fourmis commensales.

FIG. 3 et 4. — *Hamma rectum* Vignon.

FIG. 5. — *Xiphopoeus phantasma* Signoret.

FIG. 6. — *Takliwa cartieri* Funkhouser sur *Triumfetta rhomboidea* (Tiliacées), plante-hôte principale.



laquelle se trouverait quelque chose comme un bourgeon ou une bulbille : *S. latifrons* St., *S. inflatus* Fowler, *S. plummeri* Pelaez...

On a rencontré aussi des Membracides mimétiques. Des *Anchistrotus*, des *Tragopa* s'apparentent à des coccinelles ou à de petits Plataspidés. Le pronotum jaune verdâtre et fusiforme de l'*Oeda inflata* Fabricius paraît être une sorte de petite chrysalide (HAASE, 1893 : 151) à l'apex céphalique cornu. Celui des *Heteronotus* évoque une copie d'Hyménoptère et, plus précisément, *H. armatus* de Laporte qui, en vol, ressemble à une guêpe, constituant ainsi un exemple de mimétisme mullérien (HAVILAND-BRINDLEY, *op. cit.* : 278). FOWLER (1895 : 101) nomma *dipteroides* le premier Parantonae qu'il décrivit car, à l'œil nu, c'est une mouche, une mouche que SÉGUY (*in* VIGNON, 1930 : 408) rapportera au genre *Acrocera* ! Enfin, je citerai, avec HAVILAND-BRINDLEY, le cas spectaculaire de l'association [*Amastris elevata* Funk. + Fourmis] qui figure une colonne d'*Atta*, ces Myrmicidés coupeuses de feuilles : « The green crescentic forms of the Membracidae are certainly very like pieces of cut leaf, and as the colonies are usually attended by ants, the mise en scène¹ is complete » (*op. cit.* : 275).

Ces ressemblances, parfaites ou presque, existent, au moins pour nos sens ; il faut regarder à deux fois les Insectes précédents pour admettre que nous avons affaire à des Homoptères ; et ce d'autant plus que, chez quelques-uns, le comportement épouse la forme.

De telles similitudes ont conduit à considérer le pronotum polymorphe comme un facteur de survie pour les Membracides, et POULTON a réuni, dans un commentaire à propos des nombreux dessins illustrant la monographie de BUCKTON sur ces Insectes, à peu près toutes les « suggestions as the meaning of the shape and colours of the Membracidae, in the struggle for existence » (1903 : 273), ses propres suggestions et celles d'auteurs ou rapporteurs ayant été, d'une manière ou d'une autre, en contact avec ces Auchénorhynches ; les ressemblances les plus frappantes ont été mentionnées plus haut et il serait bien trop long d'énumérer ici les plus douteuses.

2. ARGUMENTS NÉGATIFS

a. Remarques liminaires et limitatives

Persuadé de la valeur des observations du grand naturaliste anglais et de beaucoup de ses conclusions, je crois, cependant, qu'en ce qui concerne les Membracides, il a poussé l'interprétation bien au-delà de ce qu'autorisaient les faits. Malheureusement, des espèces qu'il a citées, néotropicales pour la plupart, je n'ai que des exemplaires morts et mon opinion, guidée par une expérience limitée aux formes africaines, risque d'être entachée d'arbitraire.

Pourtant, à les bien regarder, beaucoup des « protective resemblances » alléguées pour les Membracides paraissent reposer sur des comparaisons plus ou moins subjectives, plus ou moins spéculatives car, très souvent, on ne les perçoit qu'à la condition d'examiner

1. En français dans le texte.

les Insectes en question sous un angle particulier et sans trop accommoder. La bonne foi de l'auteur comme de ses correspondants étant hors de soupçon, on en vient à penser que leurs indications, émises dans la grande fièvre sélectionniste du début du siècle, ont pu être réfractées quelque peu par un léger nuage d'imagination orientée (*cf. op. cit.* : 274). Fort nombreuses, en effet, sont celles qui, faussées sans doute par les dessins ou par les rapprochements de spécimens de collection, demandent la caution d'une étude des Membracides *in situ*.

POULTON, d'ailleurs, l'a bien senti : à plusieurs reprises, il invite les naturalistes travaillant sous les tropiques à observer « the living insects » et à rechercher les « probable models... on the spot » (*op. cit.*).

C'est ce qu'ont fait PICADO (1910) et HAVILAND-BRINDLEY (1925) en Amérique ; c'est ce que je me suis efforcé de faire en Afrique.

Les deux observateurs précédents n'ont confirmé, pour ce qui est des formes pronotales, que peu des « suggestions », et avec réserves parfois ; les meilleurs exemples¹ sont ceux évoqués au début de ce chapitre. Néanmoins, la faune sud-américaine étant fort riche en merveilles mimétiques de toutes sortes, il reste très possible qu'un chercheur découvre, chez les Membracides, d'autres faits positifs étayant une interprétation des ressemblances qui demeure actuellement douteuse.

Pour l'heure, examinant ces insectes néotropicaux à la lumière surtout des travaux de PICADO et de HAVILAND-BRINDLEY, et plus encore ceux de l'Ancien Monde, négligés par BUCKTON et POULTON, mais que j'ai eu l'occasion d'approcher en Afrique équatoriale, je constate tout d'abord que les formations supposées cryptiques affectent tantôt les adultes, tantôt les larves, parfois les deux états. Et cette remarque me conduit à poser un premier *distinguo* restrictif qui ne semble pas avoir été établi, du moins avec netteté : le pronotum larvaire, même au dernier stade, ne présente jamais, ou fort rarement, les développements que l'on trouve chez les adultes ; il garde une forme plus ou moins conique, standard à travers toute la famille. L'aspect procryptique à peu près indéniable, manifesté par beaucoup de ces larves, relève en premier lieu d'une homochromie nutritielle et est lié, ensuite, à l'Insecte *entier*, à des attributs phanériques qui, lorsqu'ils existent, occupent *toute* la surface dorsale du corps. De ce point de vue, il apparaît que la phase larvaire a évolué différemment de l'imaginale. Les larves ne seront donc pas prises en considération dans le cadre de cet article consacré à la polymorphie du pronotum ; elles feront l'objet d'une note ultérieure.

Une revue extensive des Membracides adultes indique qu'en grande majorité ceux-ci ne ressemblent guère à des éléments connus de leur milieu. C'est très évident chez les espèces africaines. Tout au plus pourrait-on faire état du pronotum en épine de certains *Eumono-centrus* (fig. 1), de celui grossièrement myrmécomorphe de plusieurs *Hamma* (fig. 3 et 4), de l'allure cordicepsoïde des *Xiphopoeus* (fig. 5), ou bien encore, avec LAMBORN (1913), citer l'homochromie des *Oxyrhachis* à laquelle je pourrais ajouter celle des *Takliwa*. Mais, là, s'impose un deuxième *distinguo* dont l'objet, plus que celui du précédent, est passé inaperçu : la protection par la couleur — qui n'est pas spéciale aux Membracides — si elle n'est pas associée avec une conformation copiante du pronotum, ne peut non plus

1. Certains de ces exemples ont été inclus par H. B. COTT dans son magnifique ouvrage « Adaptive coloration in Animals » (1940), lequel, pourtant, ne mentionne ni PICADO, ni HAVILAND-BRINDLEY (1925).

entrer dans la présente étude. Ces cas d'homochromie simple, assez nombreux en Amérique, peu fréquents en Afrique, trouvent un bel exemple précisément avec *Takliwa cartieri* Funk. (fig. 6).

b. Les failles singulières des copies parfaites

Même parmi les espèces analomorphes ou mimétiques les plus manifestes, les auteurs ont noté, intentionnellement ou non, de bien singulières failles : des variations morphologiques liées aux sexes, voire aux individus et, surtout, des caractères éthologiques qui peuvent réduire ou annuler chez ces espèces l'importance utilitaire accordée à leurs formations pronotales. Ainsi, les *Campylenchia curvata* ne sont nullement inféodés (cf. HOWARD, 1910 : 71) à la Papilionacée citée plus haut et dont ils évoquent les fruits encore immatures. VIGNON¹ (1930) a démontré que seul le mâle d'*Heteronotus glandiferus* Lesson est myrmécoïde ; sa femelle ne ressemble guère à une Fourmi et, à supposer cette dernière peu appétente pour certains prédateurs, la fonction protectrice du pronotum perd beaucoup de sa valeur car c'est la femelle, fait remarquer justement VIGNON, « qui aurait le plus grand besoin d'être protégée, d'être mimétique par conséquent » (op. cit. : 406). Cette objection tombe pour l'*Umbonia crassicornis* qui n'est vraiment épine de rose qu'à l'état femelle — chez le mâle, et parfois aussi chez la femelle, l'épine tourne à l'expansion foliacée — mais une autre, plus grave, la remplace : *U. crassicornis* ne vit pas sur la *Rosa indica*, « bien au contraire, écrit PICADO, on rencontre des quantités énormes de ces Membracides sur des légumineuses variées qui n'ont pas une seule épine » (op. cit. : 95). Faut-il penser que l'évolution de cet Homoptère s'est accomplie sur le rosier puis, qu'à la suite d'on ne sait quoi, il s'est désintéressé de cette plante pour les légumineuses ? Le même auteur, naturaliste de terrain, rapporte encore avoir observé d'autres espèces spiniformes vivant normalement sur des plantes inermes, en particulier *Triqueta grossa* Fair. et *Enchenopa binotata* Winkl., qu'avec les *Umbonia* un utilitarisme préconçu et hâtif avait condamnés aux végétaux épineux (cf. FOWLER, 1895 : 34). HAVILAND-BRINDLEY (1925) fait des remarques similaires (op. cit. : 277) et, pour ma part, je n'ai pas trouvé les pointes végétales qui eussent pu servir de modèles aux *Eumonocentrus* ; ceux-ci, d'ailleurs, sucent les branchettes non armées, ou celles dont les épines, telles celles des *Macaranga*, n'ont rien de commun avec le pronotum de ces Insectes. Mêmes difficultés en ce qui concerne les *Hamma spinosum* Capc. et *rectum* Vign. Bien qu'ils soient apparemment camouflés sous leur grosse apophyse noueuse (fig. 3 et 4), l'œil, un tant soit peu exercé, les repère vite : ils sont immobiles alors que les fourmis, qui les visitent parfois et auxquelles ils ne ressemblent guère, font des va-et-vient incessants, s'affairent autour d'eux par petits groupes, ce qui, inmanquablement, attire le regard averti. Un oiseau, plus friand de *Hamma* que de Fourmis, ferait-il, aussi, la différence ? C'est probable mais non démontré.

c. Camouflage, prédateurs et parasites

Contre leurs ennemis, selon les idées de POULTON, l'*Umbonia* et les formes voisines seraient aposématiques ; quant aux autres Membracides, l'essentiel pour eux n'étant peut-

1. Le gros travail de VIGNON : « *Introduction à la biologie expérimentale* » où le mimétisme (sensu lato) tient pourtant une grande place, n'est pas cité dans le livre de CORR.

être pas tant de ressembler à quoi ou à qui que ce soit, mais de n'être plus un Homoptère savoureux... ne peut-on, alors, comprendre leurs bizarreries pronotales comme l'expression d'un moyen sélectionné parce qu'il éloigne le Membracide de sa forme Insecte et le soustrait ainsi à ses adversaires ? L'application de certaines règles du mimétisme, implicites dans le dernier ouvrage de CUÉNOT (1951 : 539-540, notamment), rend cette hypothèse caduque.

Le camouflage ne vaut guère contre les parasites et les prédateurs guidés surtout par des stimuli olfactifs. C'est ainsi qu'en Afrique centrale les Réduviidés (fig. 10), les chenilles de certains Lycènes (BOULARD, 1968), se repaissent indifféremment de larves ou d'adultes d'Homoptères et, particulièrement, d'*Oxyrhachis lamborni* Dist., l'un des rares Membracides de l'Ancien Monde cité par les sélectionnistes, car, à l'état imaginal, son tégument pronotal est assez comparable à l'écorce des jeunes Mimosées auxquelles il se trouve étroitement inféodé.

En ce qui concerne les Mammifères, je puis affirmer que les Prosimiens consomment des Membracides, au moins en captivité. A Boukoko, je disposais de très grandes cages renfermant de jeunes plantes stimulantes (Caféiers, Cacaoyers, Colatiers) et des *Triumfetta* pour étudier leurs hôtes Auchénorhynches, à savoir les Centrotinés suivants : *Eumono-centrus erectus* Schm., *Anchon erici* Boul., *Leptocentrus paganus* Cape., et *L. macarangae* Boul. Je fus amené, par hasard, à introduire deux *Perodicticus potto* et des Galagos d'espèces différentes (*Galago demidovii*, *G. alleni*, *Euoticus elegantulus*) dans deux de ces cages. Bien que copieusement approvisionnés en bananes, sphinx et parfois criquets, les petits Lémuriens n'en débarrassèrent pas moins complètement les jeunes arbres de leurs colonies de Membracides larvaires et imaginaires, quelques-uns de ceux-ci disparaissant en dernier. Par la suite, je fis entrer un *G. demidovii* dans une loge grillagée, moins grande, où j'élevais des *Takliwa cartieri* Funk. Le Galago dut être retiré trois jours après pour sauver l'élevage de l'anéantissement. Il semble assez vraisemblable que dans les conditions naturelles les Membracides, entre autres Insectes, figurent parfois au menu des Prosimiens, bien que ceux-ci chassent surtout au son¹.

Le camouflage ne concerne que les prédateurs chassant à la vue et pas seulement ce qui bouge, essentiellement donc les Oiseaux et quelques Mammifères ; son champ d'action s'en trouve considérablement réduit et, par suite, les possibilités de sélection. De plus, bien des observations concourent à réduire ces dernières. Je n'ai vu qu'une seule fois, dans la nature, un Passereau se nourrir de Membracides ; c'était un petit Sylviidé à queue courte qui se régalaient des Centrotinés divers habitant les Tiliacées d'une petite clairière proche de mon laboratoire à Boukoko. Mais, ailleurs, on a très bien prouvé que les Membracides entrent pour une part dans l'alimentation de certains Oiseaux ; WILDERMUTH (1915 : 360), FUNKHOUSER (1917 : 406), McATEE surtout et ses collaborateurs, qui ont eu la possi-

1. Effectivement, cela arrive, je viens d'en avoir la preuve grâce à l'obligeance de mon collègue mammalogiste P. Charles DOMINIQUE qui a bien voulu me confier, pour examen, 27 contenus stomacaux prélevés sur des Galagos sauvages, ce dont je le remercie sincèrement. Les Insectes ingérés apparaissent déchiquetés, désorganisés, souvent en magma, très difficilement reconnaissables. Cependant des pattes, les petites ailes ou des fragments d'aile relativement importants rejoignent l'estomac, moins éprouvés. C'est ainsi que, dans le lot, les élytres de quatre Auchénorhynches, dont un Membracide *Oxyrhachis*, sont restés parfaitement identifiabiles.

bilité et le courage d'ouvrir des milliers d'Oiseaux, rapportent avoir trouvé dans les jabots les restes de nombreux Membraeides, des espèces spiniformes comme des autres (W. L. McATEE, 1918 : 374 ; 1932 : 43) ¹.

Il importe de souligner ce dernier point : il contient un aspect du problème quant au mode d'évolution des Membraeides. Si l'on peut considérer que les Membraeides spiniformes précédents sont des espèces encore insuffisamment anomorphes, insuffisamment protégées par conséquent, il apparaît possible également de comprendre leur présence dans les contenus stomacaux comme une preuve que l'acuité visuelle des Oiseaux ne saurait être trompée par un début d'imitation, par un maquillage imparfait. Et, dans cette dernière proposition, c'est tout le rôle, fondamental et progressif, de la sélection qu'à leur tour les Membraeides mettent en question.

Une étude statistique, longue et pénible, qui permettrait éventuellement de savoir si, en proportion significative, les espèces spiniformes sont moins attaquées que les autres, et qui serait complétée par une analyse semblable à l'intérieur de ce groupe et par la dynamique des populations de chaque espèce composante, nous permettrait de faire le point sur ce problème ².

d. *Éthologie des Membracides*

Reprenons le postulat de J. HUXLEY : « a species is only adapted to survive, not to become immune from all enemies » (1932 : 203) en fonction des éléments dont on dispose. S'il est possible que certaines formes pronotales, doublées d'homochromie nutritionnelle, confèrent un atout supplémentaire de vie à quelques espèces (ce n'est ni confirmé, ni infirmé), il est indéniable que la sauvegarde des Membraeides adultes réside, pour une part beaucoup plus large et plus générale, dans :

— leur immobilité naturelle qui les garantit contre les prédateurs à l'affût, utilisant la vue ou l'ouïe ;

— la commensalité de très nombreuses espèces avec les Fourmis friandes de miellat et qui, par réflexe de compétition sans doute, courent sus aux parasites (BOULARD, 1968) ;

— la puissance du saut des adultes, soulignée par JACOBI (1913 : 15) mais d'une manière un peu trop dogmatique, me semble-t-il.

Ce dernier moyen est utilisé à l'approche d'un danger perçu soit visuellement, soit tactilement (vibrations anormales des branches) et j'ai remarqué que le saut, spontané

1. On a beaucoup critiqué les méthodes de travail de McATEE, contesté ses résultats et ses conclusions. Sans prendre part à la polémique et en restant dans le sujet qui me préoccupe, je tiens cependant que les relevés nombreux (près de 1 000) de Membracides très divers (21 genres) dans les estomacs de 120 espèces d'Oiseaux restent un fait ; et un fait important parce que non limité par la spécialisation des prédateurs, laquelle, ignorée apparemment par McATEE, est souvent oubliée également dans l'interprétation des expériences conduites *de visu* avec un petit nombre d'espèces.

2. Certaines observations, notamment de MOTTRAM (1918) et de CARRICK (1936), tendent à montrer que l'acuité visuelle des Oiseaux serait quelquefois surfaite ; beaucoup d'autres, cependant, indiquent le contraire ; COTT, par exemple, rapporte que les mâles d'abeille sont très bien distingués des ouvrières. Mais, là encore, ces différences n'ont-elles pas leur origine dans les relations « couleur-goût » inhérentes à chaque prédateur ?

si l'Insecte alerté n'est pas en train de se nourrir, sera différé d'au moins une demi-seconde dans le cas contraire, le temps de retirer les stylets. Ce retard, évidemment, peut être fatal ; moi-même j'ai pu saisir des *Anchon*, des *Xiphopoeus*, des *Oxyrhachis*, des *Paraxiphopoeus*... par l'apophyse postérieure, avec la pince ou quelquefois les doigts, avant qu'ils ne bondissent, ce qu'il est très difficile de réussir sur d'autres Cicadelles.

e. Développement relatif du pronotum

Dans cette optique, l'observation des Cicadelles conduit à remarquer que l'immense cohorte des Homoptères jassidomorphes, dont font partie les Membraeides qui vivent de façon similaire et dans les mêmes biotopes, ne présentent pas d'excroissances eutiulaires, quelques petits groupes exceptés, et sur lesquels je reviendrai. Mais, déjà, à l'intérieur de la famille des Membraeides, la tribu des Gargarini¹ et avec elle certains genres d'autres tribus rappellent qu'à côté de l'ensemble des formes possédant toutes les fantaisies pronotales imaginables, coexistent des espèces dont le prothorax ne cache pas le corps, ne porte pas — ou seulement des soupçons — de cornes suprahumérales et produit une apophyse postérieure qui n'est pas monstrueuse (fig. 11). Aucune n'évoque une copie, aucune n'est homoechrome, aucune ne se camoufle. Ces Membraeides ne semblent pas défavorisés pour autant ; au contraire, peut-être, ils comptent parmi les meilleurs volatiles de la famille et, alors que les genres à pronotum très chargés occupent des aires géographiques relativement restreintes, en ne comptant qu'un petit nombre de formes, à populations parfois faibles, le genre *Gargara* habite la majeure partie de l'Ancien Monde et est, de loin, le plus riche en espèces, à populations souvent fortes. Le plus remarquable des Membraeides africains est sans doute *Hamma fabulosum* décrit tout récemment (BOULARD, 1968b) ; on ne le connaît qu'au nord-ouest de la forêt congolaise où cinq exemplaires seulement ont été rencontrés jusqu'à ce jour. En revanche, *Gargara perpolita* Dist. qui abonde dans la même région, est répandu dans toute l'Afrique intertropicale humide.

Existerait-il une relation entre le développement pronotal poussé et une faible reproduction ? Les espèces à petit pronotum, et que l'on dira être peu protégées, ont-elles davantage besoin d'un taux élevé de multiplication ? Mais les *Umbonia* et les *Triquetra*, les *Paraxiphopoeus* et les *Oxyrhachis*, tous Membraeides dotés de fortes protubérances thoraciques sont prolifiques alors que les *Promitor* et les *Tiberianus*, pour ne m'en tenir cette fois qu'aux formes africaines ne possédant qu'un petit pronotum, paraissent très rares.

III. Le pronotum comme exemple d'orthogenèse hypertélique

Tout ce qui précède et l'existence d'une croissance différentielle du pronotum m'engagent à voir en ces Insectes un exemple d'orthogenèse hypertélique. FUNKHOUSER (*op. cit.* : 312) et CUÉNOT (*op. cit.* : 439) ont avancé cette hypothèse mais sans lui donner les bases solides que je vais tenter d'apporter ici.

1. Terme pris ici dans le sens précisé par CAPENER (1968).

1. LE PRONOTUM ET LES DÉPLACEMENTS DES MEMBRACIDES

J'ai pu observer bon nombre de Membraeides *in situ* et suivre pendant plusieurs générations la biologie d'une dizaine d'espèces africaines, celle notamment de la plus grande et de la plus cornue d'entre elles : *Paraxiphopoeus gestroi* Schmidt qui appartient à la tribu des Centrotini. C'est un bel Insecte noir bleuté, fort remarquable par l'ampleur de son prothorax et qu'on rencontre presque uniquement sur les lianes vert tendre de l'*Urera camerunensis* (fig. 7).

Normalement, *P. gestroi* manifeste peu d'activité, comme la majorité des Membraeides d'ailleurs ; il se tient de préférence sur les longs entre-nœuds, les pétioles, les feuilles où il se déplace sans difficultés (fig. 7). On l'observe aussi parfois dans l'inflorescence en grappe de l'Urticacée ; là, ses grandes cornes antérieures forcent l'Homoptère à maints détours pour éviter de buter dans les ramilles, ce qu'il fait d'ailleurs aisément. C'est lors du déplacement aérien que le pronotum devient plus embarrassant et oblige le Membraeide à certains accommodements qui, à ma connaissance, n'ont pas été expressément signalés.

P. gestroi prend son essor d'une belle détente, mais celle-ci n'est en général suivie que d'un vol lent et court qui n'excédera pas quelques mètres franchis en courbe ou en larges zigzags. La particularité essentielle de ce vol réside dans la manœuvre d'atterrissage qu'une expérience élémentaire m'a amené à regarder de plus près.

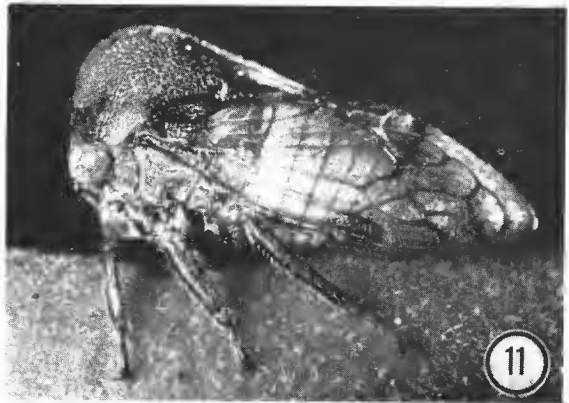
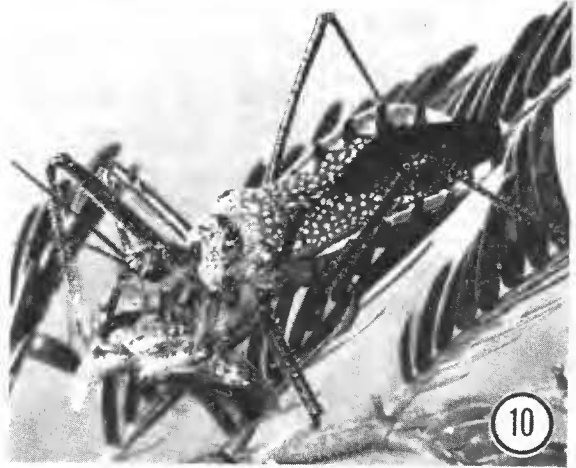
Si le Centrotiné n'a d'autre possibilité que d'arriver sur un plan horizontal, fort souvent, en prenant contact, il baseule en avant et tombe sur la tête. Cette culbute devient la règle lorsque l'Insecte est fatigué ou affaibli par un jeûne de plusieurs heures. Au moment de se poser, tout se passe, dans ce test, comme si le Membraeide était incapable de fournir l'effort nécessaire pour contrôler la force d'inertie liée à son grand pronotum.

Mais, dans les conditions normales, cet effort est ignoré ; la culbute n'existe pas ; toujours, *P. gestroi* termine son vol en venant s'agripper, tête en haut, à un support vertical ou très incliné, branche ou feuille. Et c'est une caractéristique générale, notée (de façon moins absolue cependant) même avec les *Gargara* qui, eux aussi dans l'expérience précédente, finissent leur atterrissage sur la tête quand ils ont jeûné.

En outre, tous ont beaucoup de mal à se remettre sur leurs pattes ; j'en ai vu battre des ailes et tourbillonner sur le vertex pendant une quinzaine de secondes — ce qui représente un peu plus de trois fois le temps habituel du vol — sans pouvoir se rétablir, s'arrêter quelques instants, puis recommencer sans encore réussir.

PLANCHE II

- FIG. 7 à 9. — *Paraxiphopoeus gestroi* Schmidt : 7, trois adultes sur *Urera camerunensis* (Urticacées) ; 8, accouplement d'une femelle normale avec un mâle dont les apophyses ont été coupées ; 9, femelle, mutilée de ses trois cornes, insérant ses œufs dans un rameau d'*Urera*.
 FIG. 10. — *Rhinocoris albopilosus* Signoret (Reduviidae) ayant capturé un mâle d'*Oxyrhachis mendata* Distant sur la plante-hôte de celui-ci (*Dichrostachys glomerata*, Mimosée) et le suçant.
 FIG. 11. — *Tiberianus*, d'espèce encore indéterminée, aère et ne possédant qu'un faible processus postérieur.



La position du pronotum, saillant en avant jusqu'à coiffer la tête, le fort déséquilibre pondéral existant entre cet organe volumineux et le reste du corps expliquent ce comportement. Chez *P. gestroi*, par exemple, le pronotum représente 16,7 % environ du poids frais total de la femelle et ce pourcentage atteint 17,5 chez le mâle.

Il ne fait guère de doute, par conséquent, qu'une telle « coiffe » alourdisse le vol et en limite la durée. Pourtant, aucun des Membracides rencontrés ne répugne à s'envoler ou, peut-être plus exactement, à sauter ; le vol, alors réflexe, est le plus souvent fort bref et semble n'intervenir qu'en complément du saut.

2. INUTILITÉ DES EXPANSIONS PRNOTALES

L'anatomie et l'histologie indiquent que le pronotum (hormis les plages calleuses métopidiales) et ses apophyses sont des excroissances cuticulaires creuses qui ne correspondent à aucune structure interne et ne possèdent pas de fonction physiologique. Cependant, la conformation de cet organe, étant spécifique le plus souvent, pourrait faire penser qu'il joue peut-être un rôle dans le rapprochement des sexes. Deux arguments d'ordre différent, tirés l'un de l'observation systématique, l'autre d'une expérimentation simple, s'opposent à cette conjecture :

— Si, chez de nombreuses espèces, mâles et femelles portent effectivement les mêmes ornements, il en existe aussi beaucoup d'autres qui présentent un dimorphisme sexuel net, au point que les premiers systématiciens, insuffisamment informés, décrivirent les deux sexes sous des noms différents ; c'est le cas par exemple de l'Insecte-épine de rose.

— L'ablation partielle ou totale de leurs apophyses prothoraciques n'affecte en rien les Membracides qui continuent de vivre, suçant, se déplaçant, s'accouplant (fig. 8) et pondant (fig. 9) comme les individus normaux et, en moyenne, aussi longtemps.

Cette épreuve est déterminante ; non seulement elle dénie une quelconque signification sexuelle au pronotum membracidien, mais surtout, elle révèle son peu d'importance bionomique et concourt, avec le test de l'atterrissage, à l'entacher de dystélie.

Ici, il y a lieu de rappeler une observation de MANN (1912), concernant l'apophysectomie « naturelle » chez *Anchistrotus beskii* Germar et qui mériterait d'être approfondie. Ce petit Membracide brésilien se caractérise par un pronotum dilaté en une énorme boule vivement colorée, plutôt galliforme mais souvent comparée à une Coccinelle. MANN rapporte que ces *A. beskii* sont capables de se séparer par « autotomy » de leur boule cuticulaire quand on les attrape et il écrit : « this adaptation... would seem to be an effective defense » (*op. cit.* : 146). Cependant, il n'y a pas de dispositifs d'auto-mutilation véritables ; seulement une possibilité de cassure, accidentelle, inhérente au modelé même du pronotum chez cette espèce. Chez des spécimens secs de collection, la boule tombe facilement, le notum se rompant au niveau où la cuticule, d'une part, quitte tout support (c'est-à-dire immédiatement après la plage métopidiale calleuse) et où, d'autre part, sa surface est pratiquement plate (la carène médiane étant à peu près inexistante) ; à cet endroit, se trouve donc une ligne de faible résistance et un léger choc suffit pour séparer la boule pronotale de l'ensemble

du corps. Sur le vivant, la rupture survient vraisemblablement de même, comme le fait comprendre le récit de MANN.

Peut-on parler d'adaptation ? de sélection ? Il reste effectivement que cette pseudo-autotomie peut être mise à profit opportunément une fois et qu'elle immunise en quelque sorte l'Insecte (qui, sans doute comme les *Paraxiphopoeus* mentionnés plus haut, a la possibilité de vivre sans son excédent pronotal) contre les ennemis attirés par sa « galle » et le libère accidentellement d'un attribut encombrant pouvant lui être fatal... curieux mécanisme où le pire est tenté !

Quoi qu'il en soit de leur hyperpronotum, les Membraeides d'ordinaire s'en accommodent fort bien et plusieurs manifestent même suffisamment de vitalité pour gêner les cultures, sinon leur nuire, ou pour envahir des continents, témoin *Ceresa bubalus* Fabricius, le « Buffalo-treehopper » des américains qui a investi toute l'Europe¹ en causant quelques dommages dans les vergers.

3. PRONOTUM ET « RECTIGRADATION »

Ainsi, nous sommes en présence de toute une famille d'Homoptères groupant plus de 2 500 espèces dont le signe distinctif réside dans le développement allométrique du pronotum et ce signe distinctif apparaît comme un caractère biologique plutôt neutre et orthogénétique.

Pour ce dernier point, l'argument paléontologique fait défaut² mais, en travaillant sur le genre *Hamma*, j'ai entrevu la possibilité d'ordonner la plupart des espèces connues (et ce par plusieurs exemplaires) en une série où la complexité croissante du pronotum est parallèle à l'augmentation générale de la taille. La planche III traduit ce fait conforme à la loi des hypertélies :

H. pygmaeum Cape. se place au tout début, en raison de l'absence totale de cornes suprahumérales et de la possession d'une apophyse postérieure grêle ; c'est aussi l'espèce la plus petite. Tout près d'elle, *H. simplex* Boul., de taille un peu supérieure, présente aussi un casque pronotal acère mais plus haut et plus bombé, orné de deux bandes blanches et un processus arrière légèrement plus large et plus coudé. Vient ensuite un trio composé des espèces *H. pattersoni* Dist., *H. nodosum* Buck. et *H. capeneri* Boul. que l'on peut classer sur le même rang : leurs dimensions sont très voisines et, si la première n'a que des ébauches de cornes (chez la femelle seulement, rien chez le mâle) mais une expansion postérieure épaisse et longue, la troisième, en revanche, possède des cornes bien développées, coniques et trapues, mais n'a qu'un frêle prolongement arrière, tandis que la seconde est pourvue des trois apophyses toutes modérément développées. Un peu plus grandes que les précé-

1. Une espèce européenne, *Gargara genistae* Fabricius, a pris le chemin inverse : elle a été signalée dans le New Jersey pour la première fois en 1921, mais il ne semble pas qu'elle soit devenue nuisible.

2. Aucun document paléontologique n'a été trouvé sur ce pronotum. BEKKER-MIGDISOVA (1958) a décrit des vestiges d'Homoptères en les attribuant à des Membraeides, mais il ne s'agit que d'ailes dont, d'ailleurs, J. W. EVANS (1960, et *in litt.*) pense qu'il est très improbable qu'elles aient appartenu à de vrais Membraeides.

dentes, *H. brevicornis* Boul. et *H. spinosum* Cape. représentent un degré supérieur par la taille de leur processus arrière, coudé chez la première, et par leurs cornes courtes et larges, à plusieurs sommets, flanquées d'une épine chez la deuxième. Les cornes et l'épine prennent force sur *H. grahami* Dist. et sur *H. heimi* Boul., dont la morphologie d'ensemble apparaît assez semblable, quoique l'un montre des apophyses antérieures plus développées et que l'autre porte un processus postérieur plus fort. *H. rectum* Vign. fait suite : l'hypertrophie globale du pronotum s'accroît encore ainsi que la taille générale ; enfin, *H. fabulosum* Boul., par ses cornes volumineuses hérissées de multiples spinules, tout comme par son énorme apophyse postérieure longue, épaisse et quatre fois bulbeuse, termine la série ; c'est aussi l'espèce la plus grande.

Il ne s'agit pas là de variations individuelles ainsi qu'on peut en observer chez les Coléoptères *Lucanus cervus* L. ou *Augosoma centaurus* F., mais de formes spécifiquement bien établies¹ ; quelque chose, donc, comme une « reetigradation » dépourvue de son caractère temporel et dont on ne sait rien, évidemment, quant à l'ordre d'apparition des composantes.

CONCLUSION

Du pronotum insolite qui caractérise les Membraeides adultes on ne peut que constater le développement fantasque, sans pouvoir fournir une explication valable pour l'ensemble, et non finaliste quant à la fonction. Mais celle-ci existe-t-elle ? La multiplicité des formes pronotales, par sa réalité même, est loin d'impliquer sa nécessité et l'on a vu que l'apophysectomie ne perturbe guère la vie des Membraeides opérés.

Cette multiplicité, le petit nombre des apparences mimétiques, la rareté chez elles des copies formelles et l'observation répétée de ces dernières s'intégrant plutôt mal au milieu suggèrent que, dans le large éventail des pronotums engendrés, il s'en trouve qui, par la force des choses, évoquent des lignes connues. Certaines de ces ressemblances, doublées d'homochromie, fortuite puisque nutritionnelle, ont pu donner prise à la sélection, laquelle ne joue alors ici qu'un rôle second.

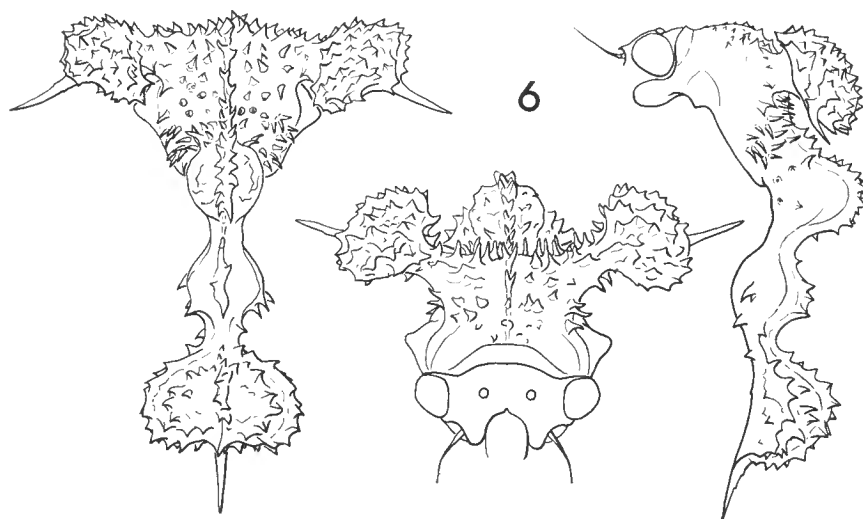
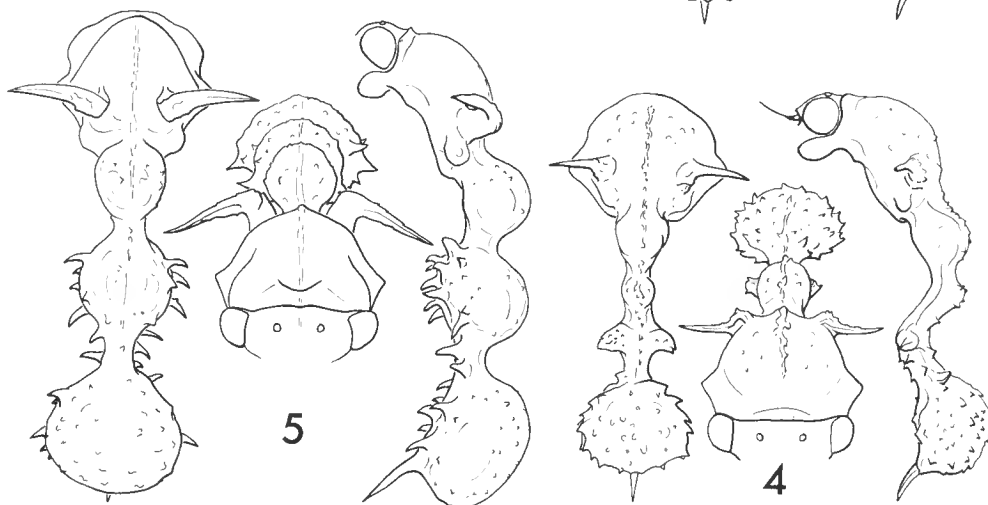
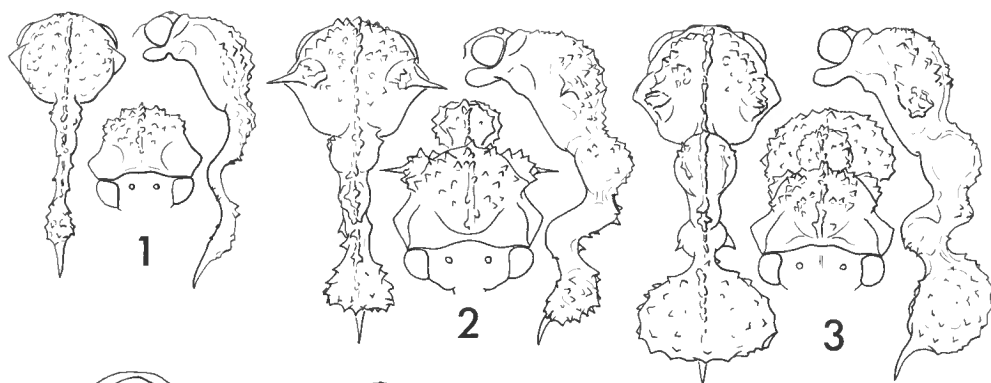
Aussi est-il à craindre que les Membraeides ne fournissent un mauvais argument pour la théorie des ressemblances protectrices et que les *Stegaspis*, les *Umbonia* et leurs alliés

1. Une progression semblable peut être mise en évidence chez d'autres genres ; les *Monocentrus* par exemple présentent comme extrêmes les espèces *M. nguili* Boul. et *M. rex* Boul.

PLANCHE III

Orthogénèse hypertélique mise en évidence chez le genre *Hamma* Dist.

- FIG. 1. — *H. pygmaeum* Capener, ♀.
 FIG. 2. — *H. nodosum* Buckton, ♀.
 FIG. 3. — *H. brevicornis* Boulard, ♀.
 FIG. 4. — *H. heimi* Boulard, ♀.
 FIG. 5. — *H. rectum* Vignon, ♀.
 FIG. 6. — *H. fabulosum* Boulard, ♀.



2 mm

ne doivent rejoindre le Sphinx à tête de mort dans le chapitre des « Examples of Accidental Resemblance » du livre de CORR.

Selon une plus grande probabilité, les Membracides constitueraient un groupe où règne une puissante tendance au développement de protubérances pronotales, tendance aboutissant souvent à des hypertélies. La série des *Hamma*, où la complexité du pronotum va croissant avec l'augmentation générale de la taille, peut en témoigner, ainsi d'ailleurs que la dystélie dont certaines espèces actuelles laissent percevoir les ébauches. Dans l'ensemble cependant, les Membracides s'accrochent fort bien de leur hypernotum et celui-ci peut être considéré comme un attribut atélisque sous pléiotropie positive. Au reste ils ne sont pas les seuls Homoptères à présenter ce genre d'attribut : près d'eux, dans la superfamille des Cicadelloidea, des systèmes génétiques composent des « extravagances » parallèles (comme l'a déjà fait remarquer J. W. EVANS, 1960 : 255) mais, ne manifestant qu'une diversité faible, chacun d'eux n'a produit qu'un petit nombre d'espèces dont aucune n'offre de convergence (par exemple, les Hylcides, Lédrides, Hécaldes, etc.).

En fait, chez les Membracides, comme ailleurs, l'évolution engagée dans une voie a continué, continue, sans souci pour la mesure et pour l'utile ; c'est la définition même de l'orthogénèse hyperthélique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMYOT, C.-J.-B., et SERVILE (J. G. AUDINET), 1843. — Homoptera Latreille. Hist. nat. Ins., Hemip., Roret, Paris, **2** : 543.
- Auct. plur., 1933. — Protective Adaptations of Animals — especially Insects. *Proc. R. ent. Soc. London*, **7** : 79-105.
- 1934. — Rejoinder to papers on Protective Adaptations recently published by the Entomological Society of London. *Proc. R. ent. Soc. London*, **8** : 113-126.
- BALACHOWSKY, A. S., 1939. — Sur les dégâts et l'extension en France de *Ceresa bubalus* F., Membracide américain nuisible aux cultures fruitières. *Rev. Path. vég. Ent. agr. France*, **26** (1) : 39-61, 8 fig.
- BEHURA, B. K., 1955. — Adaptive coloration and camouflage of the common membracide ('tree-hopper') *Otinotus oneratus* Walk. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **53** : 145-146.
- BEKKER-MIGDISOVA, E. Z., 1958. — New fossil Homoptera. Pt 1. *Materialy K. Osmovan Paleontol.*, **2** : 57-67.
- BONDAR, G., 1939. — Insectos daninhos e parasitas do cauau na Bahia. *Bol. Tec. Inst. Cauau Bahia*, **5** : 1-112, 57 fig.
- BOULARD, M., 1966. — Sur un *Monocentrus* (Membracidae-Centrotinae) nouveau nuisible au poirier cultivé en Afrique centrale. *Ann. Soc. ent. France*, n. sér., **2** (3) : 577-584, 15 fig.
- 1968a. — Gargara nouveaux vivant sur Colatier et Cacaoyer en Afrique centrale. *Café, Cacao, Thé*, Paris, **12** (3) : 236-239, 2 pl.
- 1968c. — Description de cinq Membracides nouveaux du genre *Hamma* (Buckton), accompagnée de précisions sur l'espèce *rectum* (Vignon). *Ann. Soc. ent. France*, n. sér., **4** (4) : 937-950, 18 fig.
- 1968d. — Documents sur deux Lépidoptères Lycaenides prédateurs d'Homoptères. *Cahiers de La Maboké*, **6** (2) : 117-126, 14 fig.
- 1969b. — Homoptères jassidomorphes nouveaux liés aux Colatiers et autres plantes stimulantes cultivés en Afrique centrale. *Café, Cacao, Thé*, Paris, **13** (2) : 151-156, 25 fig.

- 1969c. — Note sur *Hamma nodosum* Buckt. et description d'une espèce nouvelle appartenant à ce genre de Membracide. *Cahiers de La Makobé*, **7** (2) : 103-107, 5 fig.
 - 1971a. — Monocentrus nouveaux d'Afrique centrale (Hom. Membracidae). *Ann. Soc. ent. France*, n. sér., **7** (2) : 287-324, 85 fig.
 - 1971d. — Description de trois Monocentrus nouveaux capturés à La Maboké (Homoptera-Membracidae). *Cahiers de La Maboké*, **9** (1) : 53-56, 6 fig.
- BUCKTON, G. B., 1903. — A Monograph of the Membracidae. Lovell Reeve ed., Londres, xii + 296 p., 60 pl.
- CAPENER, A. L., 1962. — The Taxonomy of the African Membracidae. Part 1. The Oxyrhachinae. **6**, 164 p., 42 pl.
- 1968. — The Taxonomy of the African Membracidae. Part 2. The Centrotinae. *Ibid.*, **17**, 124 p., 57 pl.
 - 1971. — New African Membracidae (Hemiptera : Homoptera). *J. ent. Soc. South Afr.*, **34** (1) : 17-31, 28 fig.
 - 1972. — New genera and species of African Membracidae (Hemiptera : Homoptera). *Entomology Mem. Dep. agr. tech. Serv. Repub. S. Afr.*, **24**, 52 p., 200 fig.
- CARPENTER, G. D. H., 1913. — *Litt. In* : POULTON, 1913 : xxxvii.
- 1948. — Homochromie et Moyens de défense chez les Insectes. *Rep. XIII^e Congr. int. Zool.* : 466-467.
- CARRICK, R., 1936. — Experiments to test the Efficiency of Protective Adaptation in Insects. *Trans. R. ent. Soc. London*, **85** (4) : 131-139, 3 pl.
- CHAUVIN, R., 1956. — Prédateurs et Victimes. L'Homochromie, les couleurs aposématiques, le mimétisme. *In* : Vie et Mœurs des Insectes, Payot éd., Paris : 196-221.
- CHOPARD, L., 1949. — Le Mimétisme. Payot éd., Paris, 335 p., 99 fig.
- COSTA LIMA, A. M., 1942. — Homopteros Membracidae. *In* : Insectos do Brasil, **3** : 50-65, fig.
- COTT, H. B., 1932. — « Protective » adaptations of Animals. *Nature*, **130** : 962-963.
- 1966. — Adaptative coloration in Animal. Methuen ed., Londres, 3^e edit. (1^{er} edit. 1940), 508 p., 48 pl.
- CUÉNOT, L., 1932. — La Genèse des espèces animales. Alcan éd., Paris, 3^e édit. (1^{re} édit. 1911), 822 p., 162 fig.
- CUÉNOT, L., et A. TÉTRY. — L'Évolution biologique, les faits, les incertitudes. Masson éd., Paris, 592 p., 197 fig.
- DENNIS, J. D., 1964. — Observations on Treehopper Behavior (Homoptera, Membracidae). *Am. Midl. Natur.*, **71** (2) : 452-459.
- EVANS, J. W., 1948. — Some observations on the classifications of the Membracidae and on the Jassidae. *Trans. R. ent. Soc. London*, **99** (15) : 497-515, 10 fig.
- 1960. — Evolution in the Homoptera. *In* : The Evolution of Living Organisms, Melbourn Univ. Press : 250-259.
 - 1963. — The Phylogeny of the Homoptera. *Ann. Rev. Ent.*, **8** : 77-94.
- FAIRMAIRE, L. M., 1846. — Revue de la tribu des Membracides. *Ann. Soc. ent. France*, **4** (2) : 235-320 et 479-531, pl. 3-7.
- FELT, E. P., 1906. — Membracidae. *In* : Insects affecting park and woodland trees. N. Y. State Mus. Mem., **8** (2) : 591-597.
- FOWLER, W. W., 1894-1897. — The Family Membracidae, *In* : Biologia Centrali Americana, **2** (1) 1-173, 10 pl.
- FUNKHOUSER, W. D., 1917. — Biology of the Membracidae of the Cayuga Lake Basin. *Cornell Univ. Agr. Expt. Station, Mem.*, **2** : 173-445, fig. 34-43, pl. 23-44.

- 1921. — Orthogenesis in the Membracidae. *Science*, **54** : 157.
- 1950. — Homoptera, Fam. Membracidae. *Gen. Insect.*, **208**, 383 p., 14 pl.
- GEOFFROY, E. L., 1762. — *Cicada*. In : Histoire abrégée des Insectes qui se trouvent aux environs de Paris dans laquelle les animaux sont rangés suivant un ordre méthodique : 412-430.
- GOLDSCHMIDT, R. B., 1945. — Mimetic polymorphism, a controversial chapter of Darwinism. *Quart. Rev. Biol.*, **20** (2-3) : 147-164 et 205-230, 15 fig.
- GRASSÉ, P. P., 1966. — L'Évolution, faits, expériences, théories. In : Biol. gén., Précis Sci. Biol., Masson éd., Paris : 753-963, fig. 486-598.
- GREEN, E. E., 1908. — Mimicry in Insect Life, as exemplified by ceylon Insects. *Spolia Zeylanica*, **5** : 87-94, 5 pl.
- HAASE, E., 1893. — Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden. *Bibl. Zool.*, **3** (8) : 99-161.
- HAVILAND-BRINDLEY, M. D., 1925. — The Membracidae of Karbato Bartica District, British Guiana. With description of new species and bionomical notes. *Zoologica*, New York, **6** (3) : 229-290.
- 1926. — Forest, steppe and Toundra. Cambridge, 218 p., 8 pl.
- HOWARD, L. O., 1910. — « Short notes and exhibition of specimen ». *Proc. Wahs. Ent. Soc.*, **12** (2) : 70-71, 1 fig.
- HUXLEY, J., 1932. — « Protective » Adaptation of Animals. *Nature*, **130** : 203.
- JACOBI, A., 1913. — Mimicry und verwandte Erscheinungen. In : Die Wissenschaft Sammlung von Einzeldarstellungen aus den Gebieten der Naturwissenschaft und der Technik, Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig, vi + 215 p., 31 fig. (en part. col.).
- KIRBY, W., 1829. — An outline and description of *Centrotus benetii* and *hardwickii*. *Mag. Nat. Hist.*, 1^e sér., **2** : 20-22, fig. 5-6.
- LALLEMAND, V., 1920. — Un Membracide nouveau pour la Faune française. *Bull. Soc. ent. France*, **1920** : 53.
- LAMBORN, W. A., 1913. — *Litt. In* : POULTON 1913a : xxxvi.
- 1914. — Ants and Membracidae. In : On the relationship between certain west African insects, especially ants, Lycaenidae and Homoptera. *Trans. R. ent. Soc. London*, 1913 : 494-498, 1 fig.
- LUTZ, F. E., 1912. — A Membracid and mimicry. *Jl. N. Y. ent. Soc.*, **20** : 67-68.
- MANN, W. M., 1912. — A protective adaptation in a brazilian Membracid. *Psyche*, **19** : 145-147, pl. 12.
- MARLATT, C. L., 1894. — The buffalo tree-hopper (*Ceresa bubalus* Fab.). *Insect Life*, **7** : 8-14, fig. 4-7.
- MCATEE, W. L., 1912. — The experimental method of testing the Efficiency of warning and Cryptic coloration in protecting Animals from their enemies. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* : 281-364.
- 1918. — Birds Enemies of Tree Hoppers (Membracidae). *The Auk*, **35** : 373-374.
- 1932. — « Protective » Adaptations of Animals. *Nature*, **130** : 961-962.
- 1933. — Rejoinder to papers on Protective Adaptations recently published by the entomological Society of London. *Proc. R. ent. Soc. London*, **8** (2) : 113-126.
- 1934. — Tree-hoppers, Insects worth knowing. *Nature Mag.*, Baltimore : 118-120, 3 fig.
- MELICHAR, L., 1904. — Beitrag zur Kenntnis der Schutzfärbung Mimicry, bei Homopteren. *Ent. Jahrb.*, **13** : 213-217.
- MORTON, F. J., 1932. — Insect Coloration and the Relative Acceptability of Insects to birds. *Trans. R. ent. Soc. London*, **80** : 345-385, 11 pl.

- 1934. — Further experiments on coloration and Relative Acceptability of Insects to birds. *Ibid.*, **82** : 443-453, 2 pl.
- MOTTRAM, J. C., 1918. — Some observations on the Feeding-habits of Fish and Birds, with special reference to warning coloration and Mimicry. *Journ. Linn. Soc. (Zool.)*, **34** : 44-60, 1 pl.
- PELAEZ, D., 1941. — Estudios sobre Membracidos. II. Los adultos de *Umbonia crassicornis* (Am. et Serv.) (Hemipt. Homopt.). *An. Inst. Biol. Mexico*, **12** : 327-344, 5 pl.
- 1945. — *Ibid.* V. Las especies mexicanas del genero *Sphongophorus* Fairmaire. *An. Esc. Nac. Cienc. biol.*, **4** : 53-146, 141 fig.
- PESSON, P., 1951. — Super-famille des Membracoidea. In : P. P. GRASSÉ, *Ordre des Homoptères, Traité de Zoologie*, Masson éd., Paris, X (2) : 1517-1524, fig. 1533-1361.
- POISSON, R., 1936. — Quelques observations biologiques et morphologiques sur *Ceresa bubalus* (Fabr.) Insecte Hémiptère-Homoptère de la famille des Membracides, d'origine américaine. *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, **14** : 32-53, 12 fig.
- PICADO, C., 1910. — Documents sur le Mimétisme recueillis en Costa-Rica. *Bull. scient. France Belgique*, **44** : 89-108, 9 fig., pl. IV.
- POULTON, E. B., 1891. — On a interesting example of protective mimicry discovered by Mr. W. L. Sclater in British Guiana. *Proc. Zool. Soc. London*, **32** : 462-464, pl. 36.
- 1898. — Natural Selection the Cause of Mimetic Resemblance and Common Warning colours. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **26** : 558-612, 7 fig., pl. 40-44.
- 1903. — Suggestions as to the meaning of the shapes and colours of the Membracidae, in the struggle for existence. In : BUCKTON : 273-285.
- 1913. — Protective resemblance and Mimicry in the Membracidae *Proc. R. ent. Soc. London*, **7** : XXXV-XXXVIII.
- 1932. — « Protective » adaptations of Animals. *Nature*, **130** : 202 et 848.
- 1932. — Attempts to dispose the Théories of Warning Colours, Mimicry and Protective Resemblance in Insects. *V^e Congrès int. Ent.*, Paris : 33-44.
- RICHTER, L., 1953. — El apéndice pronotal en los Membracidos. *Lozania*, **7** : 1-4.
- 1955. — Membracidae colombianae. *Caldasia*, **6** : 269-380, 67 fig.
- UVAROV, B. P., 1932. — The value of « Protective » Adaptations of Animals. *Nature*, **130** : 66-67.
- VIGNON, P., 1930. — Mimétisme et faits connexes. In : Introduction à la biologie expérimentale, Lechevallier éd., Paris : 310-459, fig. 628-702, pl. V-XVI.
- WEISS, H. B., et E. L. DICKERSON, 1921. — *Gargara genistae* Fabr., a European Membracid in New Jersey (Homop.). *Ent. News*, **32** : 108-112, fig. 1-3.
- WICHARD, W., 1965. — Bemerkungen zur Hypertrophie des Pronotums bei Membraciden (Homopt.). *Nachricht. Bayer. Entomol.*, **14** (11-12) : 123-125.
- WILDERMUTH, V. L., 1915. — Three-cornered alfalfa hopper. *Journ. agr. Research*, **3** : 343-362, 1 fig., pl. 43.

Manuscrit déposé le 7 mars 1972.

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 109, janv.-févr. 1973,
Zoologie 83 : 145-165.

Achévé d'imprimer le 31 octobre 1973.